

동해 유광대 박테리아의 효소 활동도와 생산력의 유기성 폐기물 투기에 대한 반응

송기돈 · 최동한 · 이 윤¹ · 홍기훈² · 정창수² · 김석현² · 조병철^{*}
서울대학교 해양학과 및 해양연구소, ¹국립수산진흥원 서해수산연구소
²한국해양연구소 해양화학연구단

Responses of Bacterial Production and Enzymatic Activities to Ocean-dumping of Organic Wastes in the Euphotic Zone of the East Sea, Korea

KI DON SONG, DONG HAN CHOI, YOON LEE¹, GI HOON HONG², CHANG SOO CHUNG²
SUK HYUN KIM² AND BYUNG CHEOL CHO^{*}

Department of Oceanography and Research Institute of Oceanography, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea
Fisheries Resources Division, West Sea Fisheries Research Institute, Incheon 400-201, Korea

²Chemical Oceanography Division, Korea Ocean Research and Development Institute, Ansan, P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

유기물 투기에 대한 박테리아의 반응을 이해하기 위해 동해의 비투기해역과 투기해역의 유광대에서 1996년 4월부터 1997년 9월까지 총 5회에 걸쳐 박테리아 개체수, 박테리아 생산력, 아미노펩티다제(aminopeptidase; AMPase) 가수분해능, 베타글루코시다제(β -glucosidase; β -GLCase) 가수분해능을 측정하였다. 비투기해역과 투기해역에서 유광대 수심으로 적분한 식물플랑크톤 생물량 및 박테리아 변수들을 비교해 본 결과, 전 시기에 걸쳐 일관되게 외양의 투기 정점에서 외양의 비투기 정점보다 β -GLCase 가수분해능이 항상 높았다. 또한 thymidine 과 leucine 고정율로부터 추정된 박테리아 생산력도 계절에 관계없이 투기해역에서는 유의한 상관관계(균형성장)를 나타내었으나 비투기해역에서는 무관한 관계(불균형성장)를 나타내었다. 이러한 결과들은 투기해역에서 유기성 투기물의 지속적인 공급에 대해 박테리아 군집이 반응하고 있는 양상으로 보인다. 또한 계절에 관계없이 투기해역에서는 박테리아 개체수와 생산력이 양의 상관관계를 나타내었으나 비투기해역에서는 무관한 관계를 나타내어, 투기해역에서 박테리아 개체수의 조절 기작이 비투기 해역과 다를 수 있음을 시사하였다. 그 밖의 변수들의 관계들은 연구 해역과 계절에 따라 변화하는 양상을 나타내어 봄과 여름에 박테리아 조절 요인들이 달라짐을 보여주었다. 이러한 변화가 수온, 수온과 관련된 현상, 또는 투기물 특성의 변화와 연관된 것인지에 대한 추가적인 연구가 필요하다.

To understand the effects of ocean-dumping of organic wastes on bacteria, bacterial abundance and production, and hydrolytic activities of aminopeptidase (AMPase) and β -glucosidase (β -GLCase) were measured 5 times in the euphotic zone of the dumping and non-dumping areas of the East Sea from April 1996 to September 1997. Comparing the depth-integrated values of phytoplankton biomass and bacterial parameters over the euphotic zone of dumping area with those of non-dumping area, we found that activities of β -GLCase in the oceanic dumping area were always higher than those in the oceanic non-dumping area. Also, thymidine-based bacterial production always correlated significantly with leucine-based bacterial production in dumping area (balanced growth), but not in non-dumping area (unbalanced growth). These results seem to be bacterial responses to continuous dumping of organic matter into the dumping area. Further, a relationship between bacterial abundance and production was significant in dumping area, but insignificant in non-dumping area, indicating that control mechanisms of bacterial abundance were different in two areas. Relationships between other bacterial parameters varied with areas and seasons, suggesting that bacteria might be regulated by different factors in spring and summer. Further studies are required to test whether these seasonal variabilities of regulating factor are associated with changes in temperature, temperature-related phenomena, or characteristics of wastes.

*Corresponding author: bccho@plaza.snu.ac.kr

서 론

해양에서 종속영양 박테리아는 유기 물질 순환에 매우 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Cho and Azam, 1988; del Giorgio *et al.*, 1997; Søndergaard and Middelboe, 1995; Zweifel *et al.*, 1996). 이러한 순환에는 특히 박테리아의 세포벽에 부착해 있거나, 원형질막과 세포벽 사이의 periplasmic space에 존재하는 가수분해 효소가 해양내 중합체(polymer)와 입자성 유기 물질을 분해함으로써 중요한 역할을 하고 있다(Hoppe *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 1992). 해양에 존재하는 용존 유기 물질의 대부분은 박테리아 세포막에 존재하는 기질 수송계로 직접 흡수하기에는 크기가 큰 고분자량의 중합체로 존재하며, 박테리아에 의해 직접 흡수가 가능한 용존 단당류, 용존 아미노산 등의 단위체(monomer)나 올리고머(oligomer)는 해수 내에 낮은 농도로 존재한다고 알려져 있다(Münster, 1991). 따라서, 가수 분해 효소에 의한 중합체 분해는 박테리아 성장의 필수적 단계이며, 또한 성장에 대한 속도 제한적 단계로 작용한다(Chróst, 1991). 해양 종속영양 박테리아의 성장에 영향을 미치는 요인으로는 수온, 염류소 a 등과 같은 물리화학적 요인, 미소편모류에 의한 섭식과 바이러스에 의한 용균(lysis), 용존유기물의 농도와 가용성 등이 알려져 있다(Azam and Cho, 1987; Kirchman, 1990; Proctor and Fuhrman, 1990; Sanders *et al.*, 1992; Shiah and Ducklow, 1994). 그동안 여러 환경에서 박테리아 성장과 가수분해 효소 활동도에 관한 연구는 자주 보고되었으나(Boetius and Lochte,

1996; Hoppe *et al.*, 1988; Karner and Rassoulzadegan, 1995; Karner *et al.*, 1992; Rosso and Azam, 1987; Talbot *et al.*, 1997; 강, 1998), 유기물이 인위적으로 많이 유입되는 해양 투기장 해역을 대상으로 한 박테리아 성장과 가수분해능에 대한 동시적인 연구는 아직까지 보고된 바 없다. 본 연구에서는 동해 투기장 해역과 이에 대한 대조 해역인 비투기 해역에서 박테리아 개체수, [$^3\text{H-methyl}$]thymidine($^3\text{H-TdR}$) 고정률, $^{14}\text{C-leucine}$ ($^{14}\text{C-Leu}$) 고정률, 단백질 분해효소의 일종인 아미노펩티다제(aminopeptidase; AMPase) 최대분해속도(V_{\max}), 다당류 분해효소의 일종인 베타글루코시다제(β -glucosidase; β -GLCase)의 V_{\max} 를 측정하였다. 이를 통해 동해 유광대에서 (1) 박테리아가 총 효소 분해속도에 어느 정도 기여하는가? (2) 측정된 효소의 최대분해속도와 박테리아 생산력 값이 두 해역에서 차이를 보이는가? (3) 측정된 여러 박테리아 변수들 사이의 관계가 두 해역에서 차이를 나타내는가를 알아봄으로써 유기물 투기에 대한 박테리아의 효소 활동도와 생산력의 반응을 이해하고자 하였다.

재료 및 방법

연구 해역 및 채수

본 연구는 동해 남서부에 위치한 투기 해역(정해역-정점 J와 J'; 병해역-정점 B와 B')과 비투기(대조구-정점 H와 M) 해역에서(Fig. 1) 1996년 4월부터 1997년 9월까지 5회에 걸쳐 수행

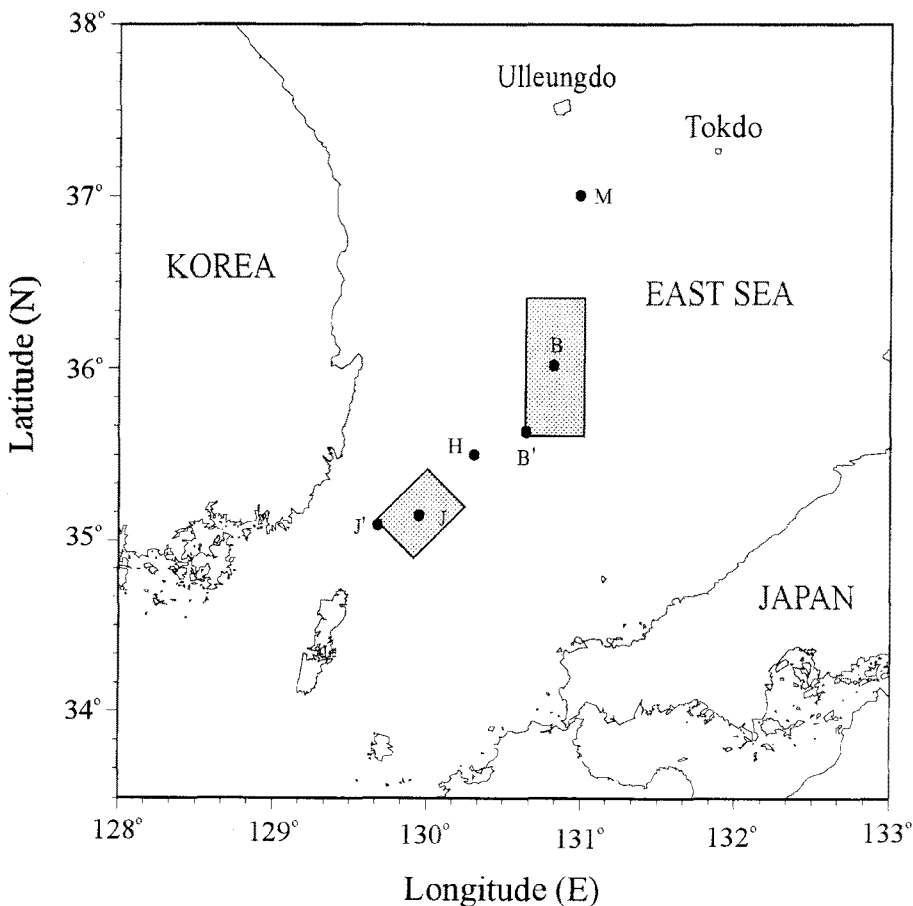


Fig. 1. A map showing the study area and sampling stations in the East Sea. Waste dumping areas were indicated as "grey box".

되었다. 시료는 CTD(SBE 911, Seabird)가 장착된 rosette sampler에 10 l 니스킨 채수기를 부착하여 채수하였다. 현장의 수온은 CTD 자료를 이용하였다.

동해의 투기장 중 정해역은 주 폐기물이 분뇨와 폐수로, 분뇨가 평균 90.5%, 폐수는 8.6%를 차지하였다(해양연구소, 1998). 정해역에 투기된 폐기물에 의한 생물학적 산소요구량(BOD)은 1,443 ton yr⁻¹이며, 폐기물로부터 용출된 암모늄염과 인산염은 각각 1,267 ton yr⁻¹와 50 ton yr⁻¹로 추정되었다. 동해 병해역의 경우 투기된 주요 폐기물은 폐수오니(56%)이며 이외에도 폐산(11%), 분뇨(9%), 무기성 오니(8%), 하수 오니(7%), 폐수(6%) 등이 투기되어, 정해역에 비해 다양한 폐기물이 배출되었다. 병해역에 투기된 폐기물의 생물학적 산소 요구량은 3,638 ton yr⁻¹로 추정되었으며, 폐기물로부터 용출된 암모늄염과 인산염은 각각 218 ton yr⁻¹와 36 ton yr⁻¹로 추정되었다. 유입된 인산염 농도와 Redfield 비를 이용하여 추정된 일차생산력의 증가량은 정해역에서 약 4.74 g C m⁻² yr⁻¹로 배출 해역 부근에서 측정된 일차생산력(약 143 g C m⁻² yr⁻¹)의 3.3%를 차지하였으며, 병해역에서는 4.02 g C m⁻² yr⁻¹로 인근 해역에서 측정된 일차생산력의 약 1.4%에 해당되는 값이었다(해양연구소, 1998).

박테리아 개체수 및 생산력

박테리아 개체수는 Porter and Feig(1980)의 방법에 따라 측정하였다. 박테리아 생산력은 ³H-TdR고정물과 ¹⁴C-Leu 고정물을 동시에 측정한 Ducklow *et al.*(1992)의 방법에 의해 측정되었다. 현장에서 채수된 시료 10~30 ml을 멸균된 배양 용기에 넣은 후 ³H-TdR(Amersham: S.A. 84 Ci/mmol)과 ¹⁴C-Leu(Amersham: S.A. 315 mCi/mmol)을 최종농도 10 nM로 첨가하여 현장 온도에서 약 1~2시간 암배양하였다. 박테리아의 TdR 고정물로부터 박테리아의 세포 생산력은 Ducklow *et al.*(1992)의 2.65×10¹⁸ cells (mol TdR)⁻¹의 전환상수를 사용하여 추정되었으며, 세포 생산력의 탄소량(TdR-BCP)으로의 전환은 20 fg C cell⁻¹의 전환 상수(Lee and Fuhrman, 1987)를 이용하였다.

박테리아의 Leu 고정물로부터 박테리아의 탄소 생산력(Leu-BCP)은 동위원소 회석계수를 2로 가정하여 Simon and Azam(1989)의 식(탄소생산력=Leu 고정물×1797×2×0.86)에 의해 추정되었다.

효소 활동도

AMPase 분해속도는 펩티드 결합에 특이성을 갖고 가수분해하는 효소의 기질 분해속도를 반영하고 있으며, β-GLCase 분해속도는 β-D-glucose carbohydrates에 특이성을 갖고 가수분해하는 효소의 기질 분해속도를 반영하고 있다(Chróst and Rai, 1993). AMPase 활동도와 β-GLCase 활동도는 형광표지된 기질 유사체인 Leu-MCA(L-leucine-4-methyl-coumarinyl amide; Sigma)와 MUF-β-Glc(4-methyl-umbelliferyl-β-D-glucopyranoside; Sigma)를 시료에 첨가한 후, 분해되어 방출되는 MCA와 MUF의 양을 형광량 계측기(fluorometer; TKO 100-여기 파장 365 nm, 방출파장 460 nm; Hoefer Pharmacia Co.)로 측정하여 각각의 기질 분해속도를 계산함으로써 추정되었다(Hoppe, 1983;

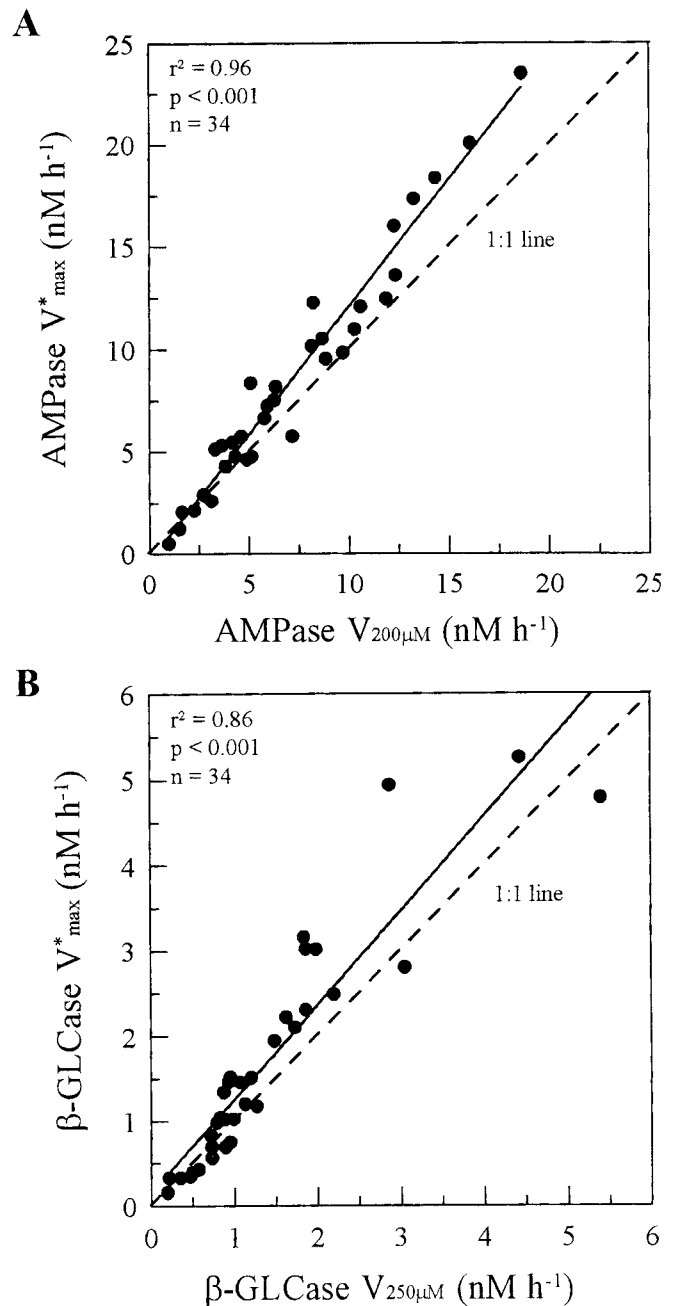


Fig. 2. Comparison of enzymatic activities at single analogue-substrate concentration with V*_{max} calculated using non-linear curve fitting model with kinetics experiments. (a) AMPase V*_{200 µM} represent a measurement made at 200 µM Leu-MCA and (b) β-GLCase V*_{250 µM} at 250 µM MUF-Glc.

Martinez and Azam, 1993). 조사 정점의 0 m, 50 m 수심에서는 형광 표지된 기질 유사체를 네 농도(Leu-MCA의 최종농도: 0.25(또는 0.1), 1, 10, 200 µM; MUF-β-Glc의 최종농도: 1, 10, 50, 250 µM)로 첨가하여 각각의 분해속도를 구한 후 Michaelis-Menten 방정식을 이용하여 kinetic parameter인 최대 분해속도(V*_{max})와 반포화상수(K_m)를 추정하였다. 효소의 kinetic parameter는 비선형 회귀 프로그램(Leonora; Cornish-Bowden, 1995)을 이용하여 계산되었다. 한편 그 밖의 수심에서는 형광표지된 기질 유사체를 포화농도에 가까운 단일농도(Leu-MCA의

최종농도: 200 μM , MUF- β -Glc의 최종농도: 250 μM)로 첨가하여 최대분해속도(V_{max})를 추정하였다. kinetics 실험으로부터 추정된 V_{max} 값과 단일 농도로 첨가되었을 때의 V_{max} 값의 비교 (Fig. 2)는 효소의 V_{max} 측정을 위해 첨가한 두 기질의 농도가 포화농도에는 근접하였으나, 다소 낮음을 보였다. 본 연구에서는 이들 자료를 보정하지 않고 그대로 제시하여, AMPase의 V_{max} 는 약 20% 정도, β -GLCase의 V_{max} 는 약 10% 정도 과소 평가될 가능성이 존재한다.

기타 분석

1997년 3월에 정점 B와 M에서 박테리아(크기 구배 0.2~1.0 μm)와 용존 상태에 있는 효소(0.2 μm 여과수)가 총 효소 분해속도에 기여하는 정도를 평가하기 위해, 공치수(pore size)가 0.2 μm 와 1.0 μm 인 여과지(Nucleopore)를 이용한 크기구배 실험이 수행되었다. 엽록소 *a* 자료는 한국 해양 연구소의 "해양 투기장 해역의 환경 모니터링 기술" 보고서(1996, 1997)로부터 인용하였다. 식물플랑크톤의 탄소 생물량은 식물플랑크톤 탄소량:엽록소 *a* 비를 50(Eppley *et al.*, 1977)으로 가정하여 엽록소 *a* 농도로부터 계산되었으며, 박테리아의 탄소 생물량은 20 fg C cell⁻¹의 전환상수(Lee and Fuhrman, 1987)를 이용하여 계산되었다. 각 효소에 의해 단위시간당 분해된 탄소량은 AMPase와 β -GLCase에 의해 한 분자의 기질이 분해될 때 각각 한 분자의 leucine과 glucose가 생성된다는 가정과 leucine 1 mole과 glucose 1 mole의 탄소량 72 g C를 이용하여 각 효소의 최대분해속도로부터 계산되었다(Middelboe *et al.*, 1995). 유광대 수심은 세키(Secchi) 수심에 2.7을 곱하여 구하였다. 피어슨 상관분석과 선형회귀분석은 SYSTAT[®](version 8.0, SPSS Inc.)을 이용하였으며, 유의확률(p-value)은 Bonferroni 방법에 의해 조절되었다(Peres-Neto, 1999).

결 과

효소활동도의 크기구배 실험

박테리아의 크기로 여겨지는 0.2~1.0 μm 사이의 크기구배에

서 AMPase 분해속도는 총 AMPase 분해속도의 평균 $48 \pm 19\%$ ($n=10$)를, 용존 AMPase에 의한 분해속도는 총 AMPase 분해속도의 평균 $21 \pm 14\%$ ($n=10$)를 차지하였다(Table 1). β -GLCase 분해속도의 경우 0.2~1.0 μm 의 크기구배에서 총 β -GLCase 분해속도의 평균 $65 \pm 28\%$ ($n=2$)를, 용존 β -GLCase에 의한 분해속도는 총 β -GLCase 분해속도의 평균 $28 \pm 18\%$ ($n=2$)를 차지하였다(Table 1). 박테리아 개체수는 $<1.0 \mu\text{m}$ 의 크기구배에서 총 박테리아 개체수의 $80 \pm 26\%$ ($n=8$)를 차지하였다(Table 1).

시기별 수직 분포 양상

1996년 4월

각 정점에서 측정된 수온 및 박테리아 변수들의 수심 100 m까지 수직분포 양상은 Fig. 3에 제시되었다. 연안에 가장 가까운 투기정점 J에서 완전히 혼합된 수괴의 양상이 나타났으며, 외양쪽으로 갈수록 유광대층의 수온이 감소하였다. 수온은 정점 J(평균 수온 13.9°C)에서 비투기해역에 비해 평균 1~2°C 정도 높게 나타났다. 박테리아 개체수는 전반적으로 연안정점 J($0.5 \sim 0.7 \times 10^9$ cells l⁻¹)에서 외양정점 M($1.1 \sim 1.5 \times 10^9$ cells l⁻¹) 쪽으로 갈수록 증가하는 경향을 보여 외양에서 연안에 비해 두배 정도 높았다. TdR-BCP와 Leu-BCP의 최대값은 유광대에서 나타났으며, TdR-BCP와 Leu-BCP가 최대인 수심은 모든 정점에서 서로 일치하였다. TdR-BCP와 Leu-BCP는 정점 J를 제외하고는 수심에 따라 감소하는 경향을 나타내었다. AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 의 최대값 또한 0~30 m 수심의 유광대에서 나타났다. 특히 외양 투기 정점인 B의 유광대에서 TdR-BCP($0.7 \sim 3.6$ mg C m⁻³ d⁻¹), Leu-BCP($7.4 \sim 12.0$ mg C m⁻³ d⁻¹), AMPase V_{max} ($15.3 \sim 15.8$ nM h⁻¹)와 β -GLCase V_{max} ($1.8 \sim 2.2$ nM h⁻¹)가 유광대 내의 다른 정점에 비해 높은 값을 나타내었다.

1996년 5월

이 시기에 유광대 층의 수온($12.2 \sim 17.8^\circ\text{C}$)은 1996년 4월 조사에 비해 2~5°C 정도 높았으며, 연안과 외양에서의 수온 차

Table 1. Percentages (%) of aminopeptidase and β -glucosidase hydrolytic activities (V_{max}), and bacterial abundance measured in various size-fractionated seawater of the East Sea in March, 1997

Station	Depth (m)	Aminopeptidase activity			β -glucosidase activity			Bacterial abundance
		>1.0 μm^a	0.2-1.0 μm	<0.2 μm	>1.0 μm^a	0.2-1.0 μm	<0.2 μm	<1.0 μm^b
B	0	19	46	35	— ^c	—	—	111
	20	25	39	36	—	—	—	71
	50	30	57	13	—	—	—	73
	100	37	30	33	—	—	—	77
M	0	29	54	17	15	45	40	26
	20	48	51	1	—	—	—	88
	30	80	12	8	—	—	—	—
	50	15	79	6	0	85	15	—
	75	15	66	19	—	—	—	92
	100	17	41	42	—	—	—	98
Average		32±20	48±19	21±14	7±10	65±28	28±18	80±26

^acalculated from the equation [(total enzymatic activity)-(<1.0 μm enzymatic activity)]/total enzymatic activity×100].

^bValues from the 1.0 μm filtrate.

^cNot determined.

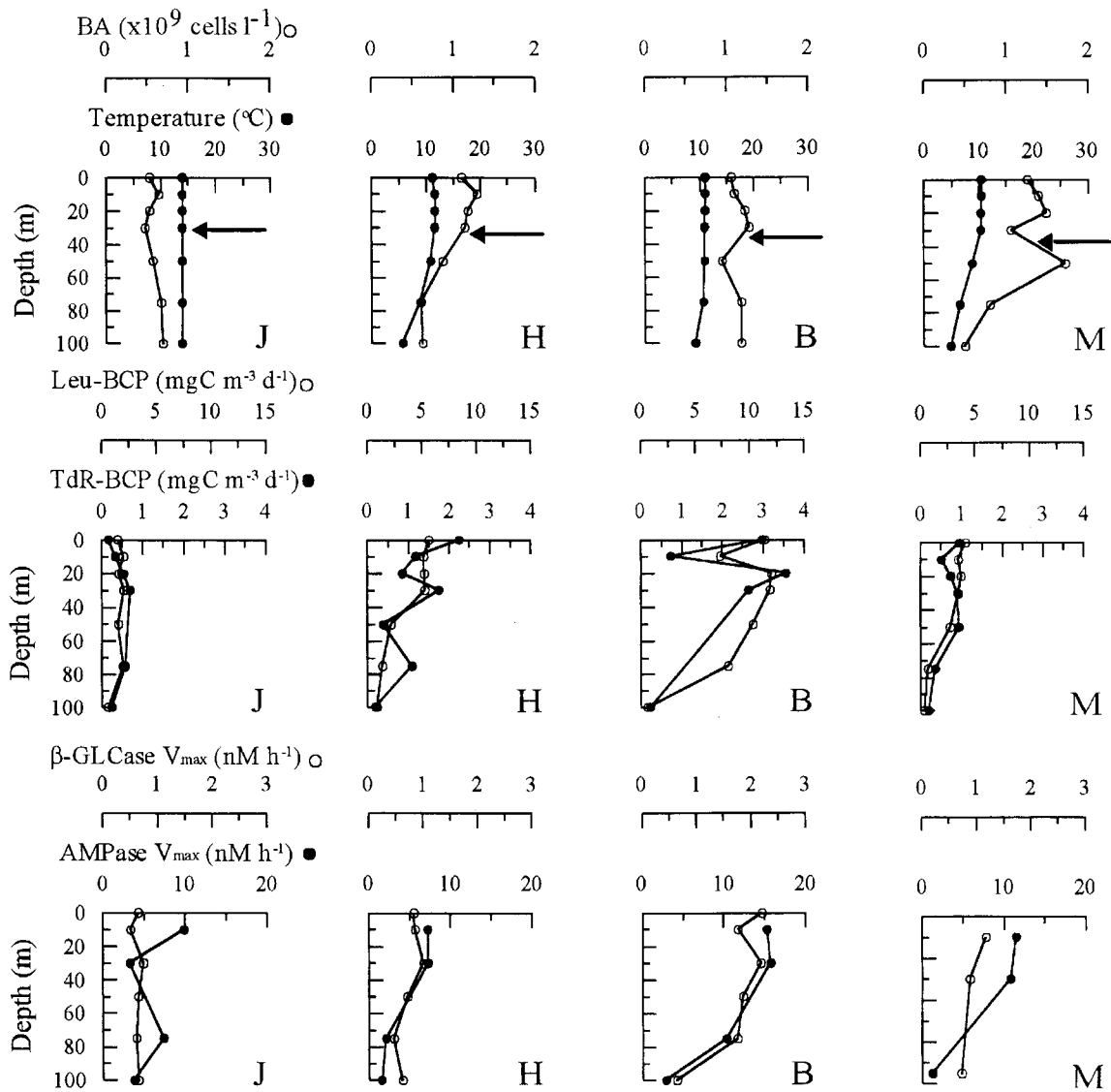


Fig. 3. Depth profiles of temperature and bacterial parameters in the East Sea on April, 1996. Arrows represent the euphotic depth.

이는 거의 없었다(Fig. 4). 유광대에서 박테리아 개체수는 다른 정점들에 비해 외양 투기정점인 B에서 다소 높은 값($1.0 \sim 1.6 \times 10^9$ cells l^{-1})을 나타내었다. TdR-BCP와 Leu-BCP의 최대 수심은 20 ~ 30 m의 유광대에 존재하였고, 모든 조사정점의 유광대 아래 (> 50 m)에서 박테리아 생산력은 수심에 따라 급격하게 감소하는 일반적 경향을 나타내었다. AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 또한 최대값이 유광대 수심(< 50 m)에서 나타났으며, 유광대 아래의 수심(> 50 m)에서는 급격하게 감소하였다. 투기 정점인 J와 B의 유광대에서 측정된 박테리아 개체수($0.8 \sim 1.6 \times 10^9$ cells l^{-1}), TdR-BCP($1.2 \sim 7.5$ mg C $m^{-3} d^{-1}$), Leu-BCP($6.1 \sim 15.3$ mg C $m^{-3} d^{-1}$)와 β -GLCase V_{max} ($1.3 \sim 2.7$ nM h^{-1})는 비투기해역의 박테리아 개체수($0.8 \sim 1.1 \times 10^9$ cells l^{-1}), TdR-BCP($2.0 \sim 6.1$ mg C $m^{-3} d^{-1}$), Leu-BCP($4.4 \sim 10.8$ mg C $m^{-3} d^{-1}$)와 β -GLCase V_{max} ($0.9 \sim 2.0$ nM h^{-1})에 비해 유사하거나 높은 값을 나타내었다.

1997년 3월

조사 정점 모두에서 수심 100 m까지의 혼합된 수층이 나타

났으며, 1996년 4월에 비해 유광대 수온($12.8 \sim 14.3^\circ C$)이 $1 \sim 2^\circ C$ 이상 높았다(Fig. 5). 수온은 연안 정점에서 외양보다 약간(약 $1^\circ C$) 높았다. 박테리아 개체수는 연안 정점들의 유광대($0.2 \sim 0.5 \times 10^9$ cells l^{-1})에 비해 외양 정점들의 유광대($0.5 \sim 1.0 \times 10^9$ cells l^{-1})에서 높은 값을 보였다. 가장 육상에 가까운 연안의 J 정점에서는 TdR-BCP와 Leu-BCP가 수심에 따라 증가하는 양상을 보였으며, AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 도 수심에 따른 급격한 감소 경향은 보이지 않았다. 정점 H의 유광대에서는 TdR-BCP가 다른 정점에 비해 낮았으나($0.0 \sim 0.7$ mg C $m^{-3} d^{-1}$), Leu-BCP는 다른 정점에 비해 높은 값을 보였다. 정점 B에서는 유광대 아래(> 50 m)의 수심에서 TdR-BCP, Leu-BCP, AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 가 급격히 감소하는 전형적인 수직분포양상을 나타내었다. 이에 비해 정점 M에서는 AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 가 유광대 내에서 최대를 나타낸 점을 제외하고는 표층의 100 m 수층에서 대체로 유사한 값의 분포를 나타냈다. 투기 정점 B의 유광대에서 TdR-BCP($1.6 \sim 4.8$ mg C $m^{-3} d^{-1}$)와 β -GLCase V_{max} 가 다른 정점에 비해 약간 높은 값을 나타내었다.

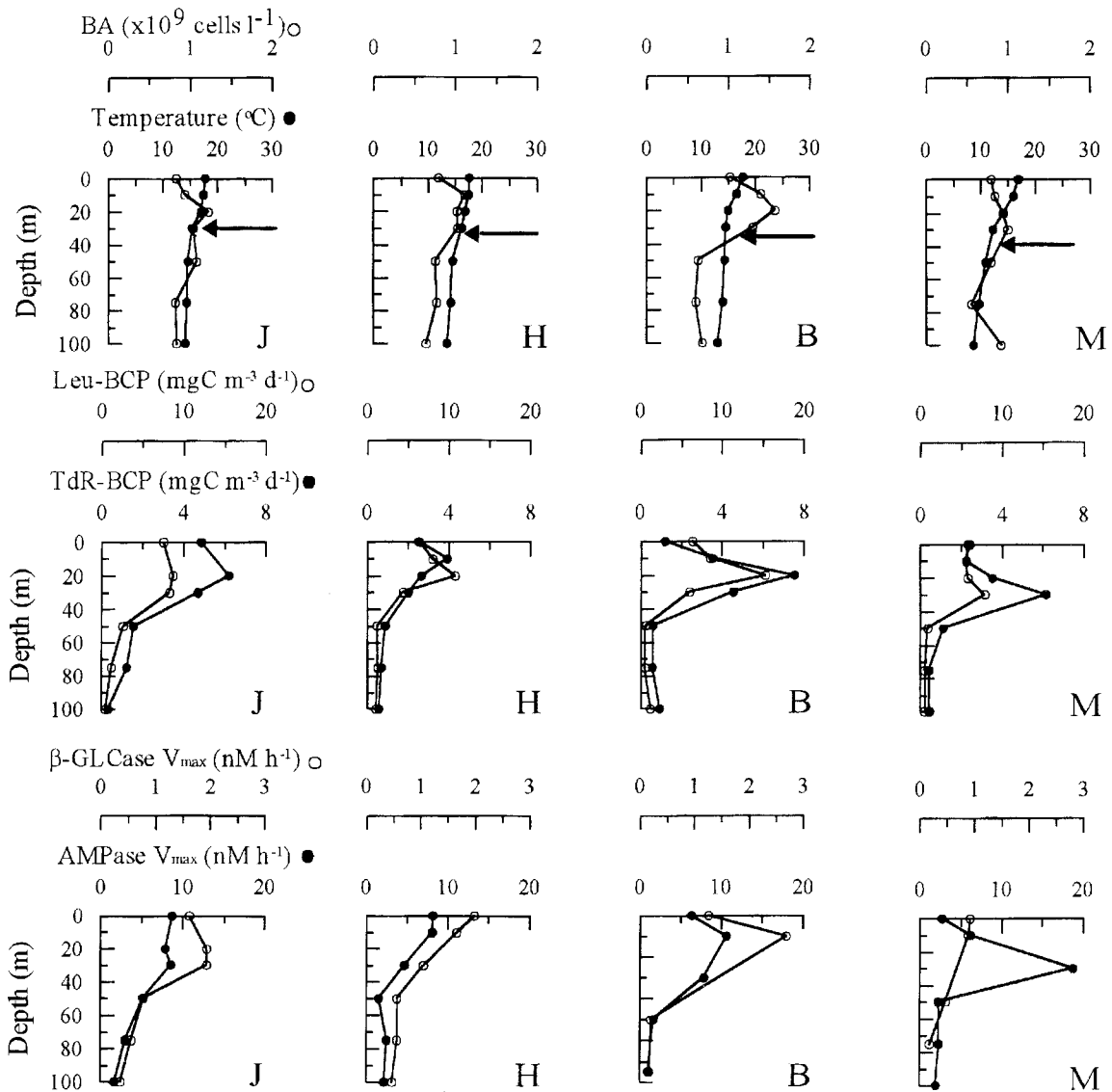


Fig. 4. Depth profiles of temperature and bacterial parameters in the East Sea on May, 1996. Arrows represent the euphotic depth.

1997년 7월

이 시기의 유광대 수온은 21.6~25.7°C로 다른 시기에 비해 높았다(Fig. 6). 정점 J의 유광대에서 TdR-BCP(0.2~0.6 mg C m⁻³ d⁻¹)와 Leu-BCP(1.6~3.5 mg C m⁻³ d⁻¹)는 정점 J에 비해 높았다. 두 정점에서 AMPase V_{max}(4.3~5.9 nM h⁻¹)와 β-GLCase V_{max}(0.7~1.1 nM h⁻¹)는 서로 유사하였다.

1997년 9월

유광대 내에서 수온 분포는 16~24°C이었으나, 표층 수온은 모든 정점에서 유사하였다(Fig. 7). 이 시기의 혼합층 두께는 연안쪽 정점(약 40 m)에서 외양쪽 정점(60 m 이상)으로 갈수록 증가하는 경향을 보였다. 조사정점 거의 대부분에서 TdR-BCP와 Leu-BCP는 최대값이 유광대 수심에 존재하고 그 수심 아래에서는 대체로 감소하는 전형적인 수직분포 양상을 나타내었다. AMPase V_{max}와 β-GLCase V_{max}의 전반적인 수직분포 양상 또한 생산력과 유사한 경향을 보였다.

유광대 수심으로 적분한 식물플랑크톤 생물량 및 박테리아 변수

투기해역과 비투기 해역에서 유광대 수심으로 적분한 박테리아 및 식물플랑크톤 생물량, 박테리아 생산력과 효소활동도가 비교되었다(Fig. 8). 전 시기에 걸쳐 나타난 특징으로 외양쪽 투기 정점인 정점 B에서 외양의 비투기 정점 M에 비해 항상 적분된 β-GLCase V_{max}가 높게 나타났다. 연안쪽 투기 정점인 정점 J의 경우에는 연안의 비투기 대조 해역의 정점 H와 비교적 비슷한 β-GLCase V_{max}가 나타났다. TdR-BCP와 Leu-BCP의 경우 외양에서는 투기 정점에서(단, 1997년 9월의 정점 B는 제외) 비투기 정점에 비해 높게 나타났으나, 연안의 투기 정점 J와 비투기 정점 H 사이에는 뚜렷한 경향이 나타나지 않았다. 한편 식물플랑크톤 생물량, 박테리아 생물량과 AMPase V_{max}는 연안과 외양의 투기 정점과 비투기 정점에서 시기에 무관한 일관된 양상은 나타나지 않았다(Fig. 8). 그리고 투기 정점과 비투기 정점 모두에서 박테리아 생물량은 봄에 식물플랑크톤의 생

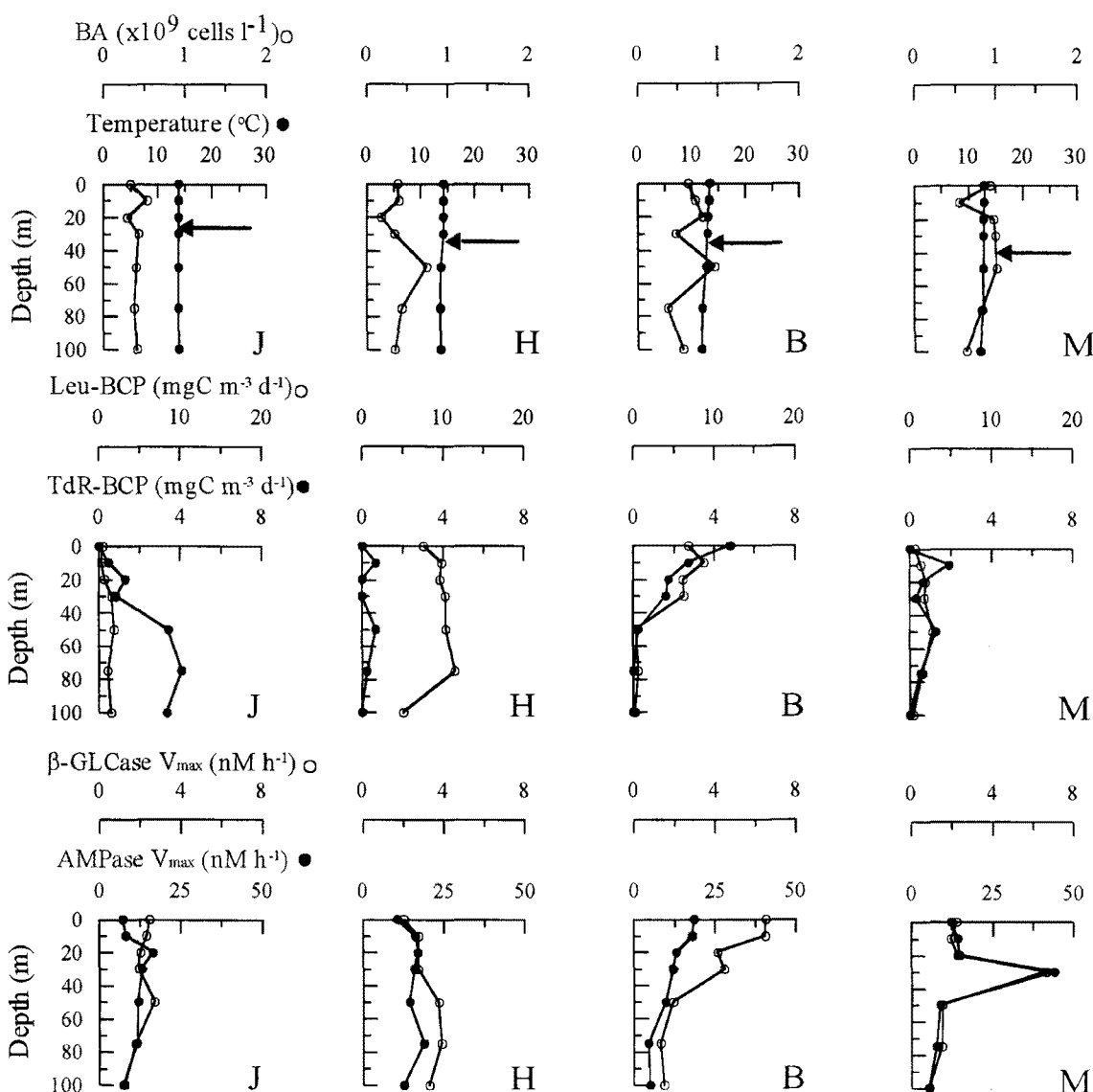


Fig. 5. Depth profiles of temperature and bacterial parameters in the East Sea on March, 1997. Arrows represent the euphotic depth.

물량과 유사하거나 낮았지만, 여름(1997년 9월 정점 J 제외)에는 식물플랑크톤 생물량과 유사하거나 높은 값을 보여, 이 두 변수 사이의 관계는 계절에 따라 대조적인 양상을 나타내었다(Fig. 8).

비투기, 투기 해역에서 박테리아 변수들간의 관계

봄과 여름에 투기해역과 비투기 해역에서 측정된 여러 변수들은 대체로 유사한 범위의 값을 보였지만(Table 2), 유광대에서 박테리아 변수들 사이의 관계는 연구 해역(투기와 비투기)과 계절(봄과 여름)에 따라 다른 양상을 나타내었다(Table 3). 투기 해역에서 계절에 관계없이 박테리아 개체수는 박테리아 Leu-BCP와 유의한 양의 상관관계(봄과 여름에 각각 $r^2=0.68$, $p<0.001$, $n=22$ 와 $r^2=0.43$, $p=0.008$, $n=25$; Figs. 9A와 10A)를 보였으며, 박테리아의 TdR-BCP와 Leu-BCP도 서로 유의한 양의 상관관계(봄과 여름에 각각 $r^2=0.54$, $p=0.003$, $n=21$ 과 $r^2=0.46$, $p=0.006$, $n=24$; Figs. 9B와 10B)를 나타내었다. 그러나 비투기 해역에서는 계절에 무관한 유의한 상관관계는 나타

나지 않았다.

봄에 투기해역의 유광대에서 박테리아의 TdR-BCP는 β -GLCase V_{max} 와 유의한 양의 상관관계($r^2=0.66$, $p=0.027$, $n=12$; Fig. 10D)를 나타내었으나, 여름에는 Leu-BCP가 AMPase V_{max} 와 유의한 양의 상관관계($r^2=0.58$, $p<0.001$, $n=25$)를 나타내었다(Fig. 9C). 한편 여름에 투기해역의 유광대에서 Leu-BCP는 수온과 약하지만 유의한 음의 상관관계($r^2=0.39$, $p<0.05$, $n=24$)를 나타내었다(Table 3A).

비투기 해역의 유광대에서는 봄에 박테리아 변수들 사이에 유의한 상관관계는 나타나지 않았다(Table 3B). 그러나 여름에는 비투기 해역의 유광대에서 AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 가 Leu-BCP와 강한 양의 상관관계(각각 $r^2=0.93$, $p<0.001$, $n=11$; $r^2=0.96$, $p<0.001$, $n=11$; Figs. 9C와 E)를 나타내었으며, AMPase V_{max} 와 β -GLCase V_{max} 사이에도 유의한 상관관계($r^2=0.85$, $p=0.001$, $n=11$; Fig. 9F)가 나타났다. 그리고 박테리아 개체수는 AMPase V_{max} 와 유의한 상관관계($r^2=0.71$, $p<0.05$, $n=11$; Table 3A)를 나타내었다. 여름에 비투기 해역에서 측정된

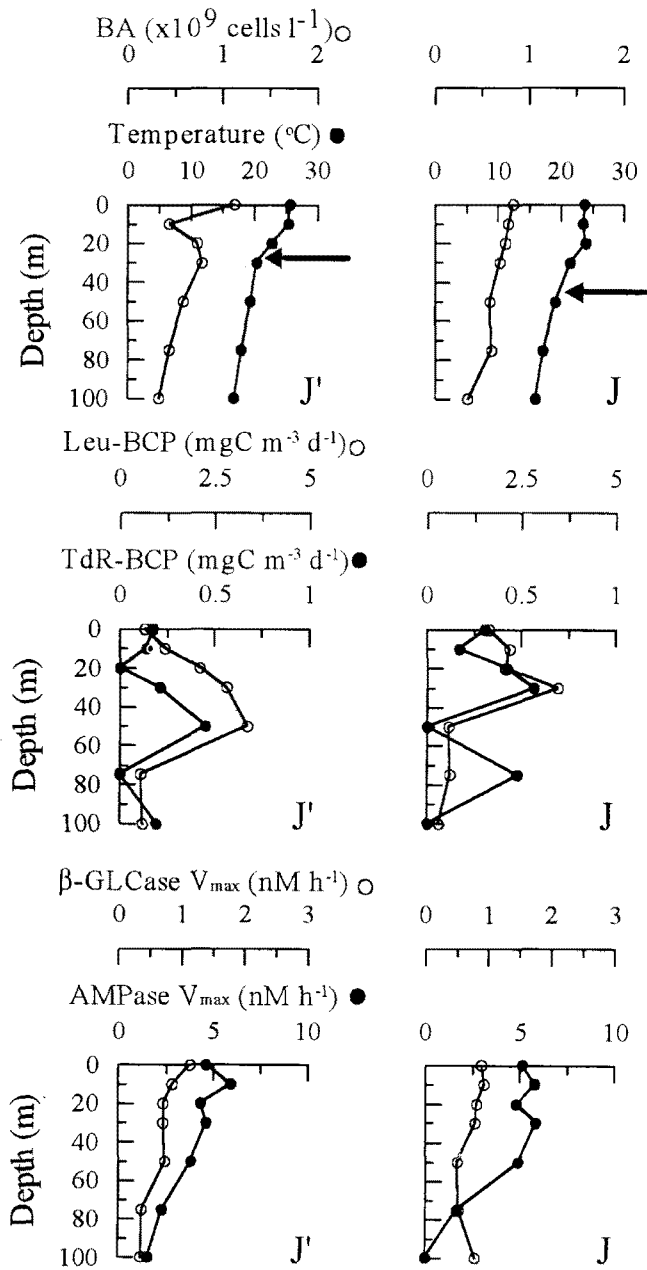


Fig. 6. Depth profiles of temperature and bacterial parameters in the East Sea on July, 1997. Arrows represent the euphotic depth.

수온은 1997년 9월 정점 M의 75 m 수심에서 측정된 16.0°C의 낮은 값을 제외하면 22.2-22.6°C의 좁은 범위의 값을 보였으며, 비투기 정점에서 여름에 나타난 수온과 박테리아의 Leu-생산력 및 β-GLCCase V_{max} 사이에 나타난 유의한 상관관계 (Table 3A)는 16°C의 낮은 수온을 보인 자료를 제외하면 유의하지 않았다(p>0.05).

토 의

효소활동도의 크기구배 실험

본 연구의 크기구배 실험 결과(Table 1)는 효소 분해속도에 주로 박테리아 크기구배가 기여함을 보여주었다. 총 박테리아

개체수의 80±26%를 차지하는 <1.0 μm의 크기 구배에서 AMPase 분해속도는 총 분해속도의 48±19%, 그리고 β-GLCCase 분해속도는 총 분해속도의 65±28%를 차지하였고 박테리아 개체수의 22±22%를 차지하는 1.0 μm 이상의 크기구배에서 AMPase와 β-GLCCase의 분해속도는 총분해속도에 비해 각각 32±20%와 7±10%를 나타내어, 박테리아 효소에 의한 분해가 우세함을 시사하였다. 한편, 용존 AMPase와 β-GLCCase에 의한 분해속도도 각각 21±14%와 28±18%를 차지하여, 용존 효소에 의한 분해 또한 중요함을 보여주었다. 이러한 결과는 해양에서 발현되는 효소 활동도에 박테리아가 가장 크게 기여한다는 다수의 연구 결과들과 일치한다(Chróst, 1989; Chróst and Rai, 1993; Hollibaugh and Azam, 1983; Hoppe, 1983; Vives-Rego *et al.*, 1985). Karner and Rassoulzadegan(1995)은 지중해 연안에서 총 효소 분해속도 중에 용존효소의 분해속도가 차지하는 비가 짧은 시간의 규모(수 시간~수 일)에서도 상당한 변화(0~100%)를 보임을 보고하였다. 이러한 용존 효소의 기원은 다양한 것으로 알려져 있는데, 박테리아의 세포벽으로부터 세포 외부로의 방출(Vives-Rego *et al.*, 1985), 바이러스에 의한 용균을 통한 박테리아 세포내·외 효소의 외부로의 방출(Proctor and Fuhrman, 1990) 등이 고려되고 있으며, 미소편모류에 의한 불완전 섭식을 통한 용존 효소의 생성 또한 가능성이 있다. 또한 동물플랑크톤의 높은 섭식활동 기간중에도 용존 효소의 활동도가 높게 나타난다는 보고도 있었다(Bochdansky *et al.*, 1995). 한편 외양 해역의 유광대 내의 투기정점에서 용존 효소에 의한 AMPase 활동도가 평균 28%를 차지하는 반면에, 비투기 정점에서는 평균 9%를 보였는데, 이러한 두 해역에서 용존 효소 활동도의 차이가 자연적 변이 내에 있는 것인지 또는 인위적 원인(즉, 투기물의 영향)에 기인한 것인지에 대한 규명이 요구된다.

동해 유광대에서 측정된 박테리아 변수들의 범위

다양한 환경에서 측정된 박테리아 개체수, 박테리아 생산력, AMPase V_{max}와 β-GLCCase V_{max}를 Table 4에 제시하였다. 본 연구에서 측정되었던 박테리아 개체수는 벨기에 Scheldt 염하구와 미국 서부 Santa Monica Basin에서의 연구 결과를 제외하면 유사한 범위에 있었다. Leu-BCP는 0.01~0.69 μg C l⁻¹ h⁻¹의 범위를 나타내었는데, 이는 원양의 성격을 갖는 해역에서 보고된 박테리아 생산력의 범위와 유사하였다(Ducklow and Carlson, 1992). 본 연구의 박테리아 생산력은 마젤란 해협에서 측정되었던 0.03~0.23 μg C l⁻¹ h⁻¹의 범위와 유사하였으며 (Talbot *et al.*, 1997), 또한 북대서양 해역에서 측정되었던 0.03~0.23 μg C l⁻¹ h⁻¹의 범위와 유사하였다(Hoppe *et al.*, 1993). 마젤란 해협에서 측정되었던 AMPase V_{max}는 5~16 nM h⁻¹의 범위로서 본 연구의 AMPase V_{max} 범위(1~44 nM h⁻¹)에 있었으며, 또한 북대서양에서 측정된 AMPase V_{max}는 31~58 nM h⁻¹의 범위로서 본 연구보다 약간 높은 값의 범위를 보였다. 본 연구에서 측정된 β-GLCCase V_{max}의 범위는 0.1~5.4 nM h⁻¹로 비교된 다른 환경에서 측정된 β-GLCCase V_{max}의 범위와 유사하였다(Christian and Karl, 1995; Karner and Rassoulzadegan, 1995; Rath *et al.*, 1993).

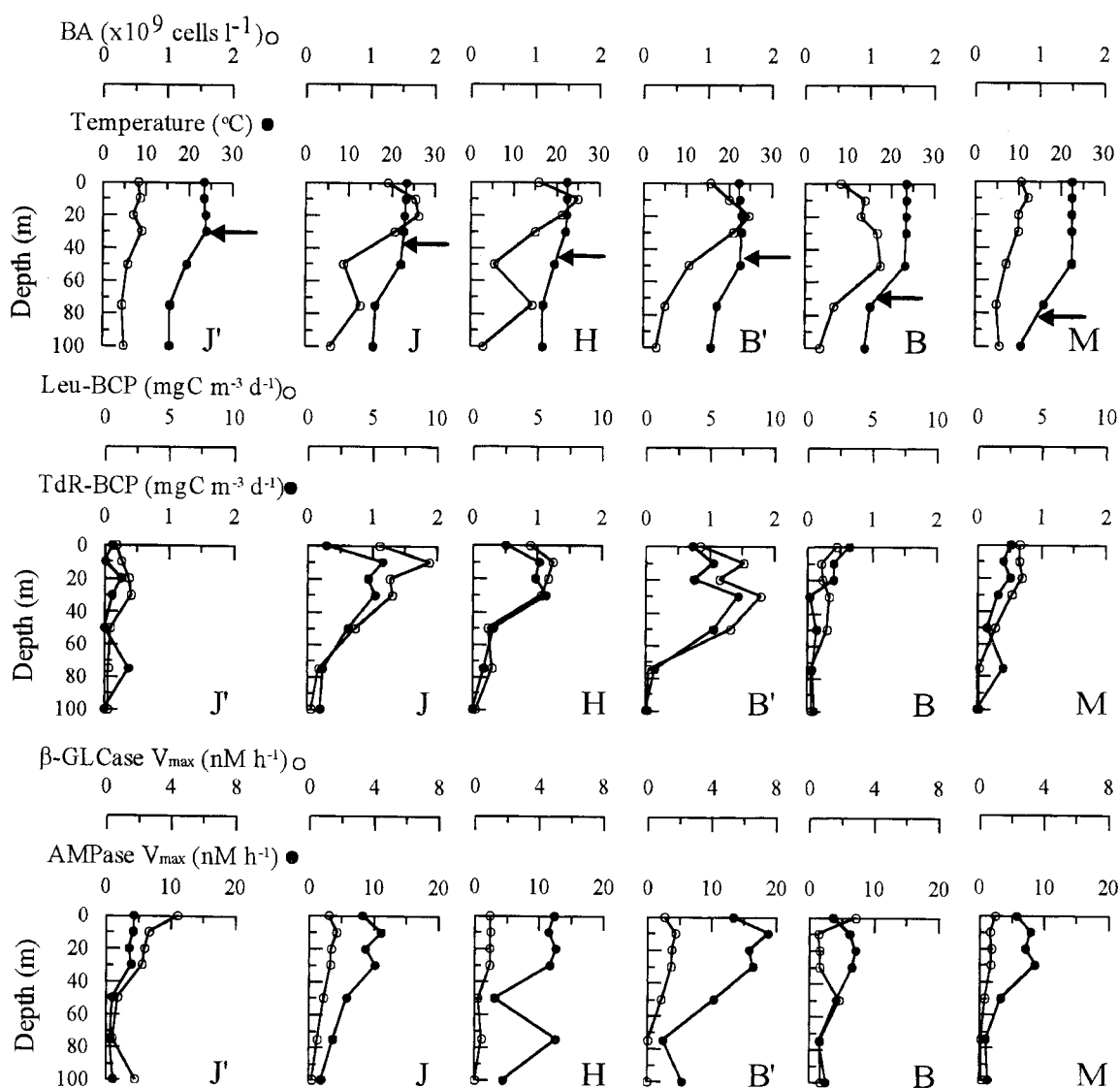


Fig. 7. Depth profiles of temperature and bacterial parameters in the East Sea on September, 1997. Arrows represent the euphotic depth.

비투기 해역과 투기 해역 비교

투기해역의 유광대에서 박테리아 변수들 사이의 관계는 대체로 연구 해역과 계절에 따라 다른 양상을 나타내었다(Table 3). 계절에 상관없이 투기해역에서만 관찰된 관계로는 박테리아 개체수와 Leu-BCP, 그리고 TdR-BCP와 Leu-BCP 사이의 유의한 상관관계가 있다(Figs. 9A와 9B 및 10A와 10B). 그러나 비투기 해역에서는 이들 변수 사이에 항상 무관한 관계를 보였다. 봄에 투기 해역에서 박테리아 개체수는 박테리아 생산력이 증가함에 따라 증가하였다(Fig. 10A). 그러나 비투기 해역에서는 투기해역과 유사한 범위의 박테리아 생산력(0.6~10.8 mg C m⁻³ d⁻¹)을 보였지만, 박테리아 개체수는 대부분의 경우 0.7~1.5×10⁹ cells l⁻¹로 비교적 좁은 범위의 값을 나타내어 투기해역에서 보다 높거나 유사한 값을 보였고, 1997년 3월 정점 H에서는 7.6~10.3 mg C m⁻³d⁻¹의 높은 생산력에도 불구하고 0.2~0.4×10⁹ cells l⁻¹의 낮은 개체수를 보여 투기해역과 다른 양상을 나타내었다(Fig. 10A). 여름에 비투기 해역에서 박테리아 개체수는 1997년 7월 정점 M의 표층 시료에서 다른 자료들 보다

높은 생산력(16.5 mg C m⁻³ d⁻¹)을 보였지만, 박테리아 개체수는 0.8×10⁹ cells l⁻¹의 비교적 낮은 값을 나타내었다(Fig. 9A). 이 자료와 1997년 7월 정점 M의 75 m 자료를 제외하면, 박테리아 개체수와 생산력은 대체로 투기해역에서 얻어진 자료와 유사한 분포 양상을 나타내었으며 두 변수 사이에도 유의한 양의 상관관계(p<0.001)를 보여 투기해역과 유사한 관계를 보였다. 두 해역에서 나타난 두 변수의 상관관계의 차이(특히 봄에)는 투기해역에서 박테리아의 개체수의 분포가 박테리아의 생산력에 강하게 의존적인 반면, 비투기해역에서는 박테리아 생산력에 상관없이 비교적 일정하거나 상당히 감소된 개체수를 나타내어, 박테리아 개체수의 분포가 박테리아 생산력보다는 다른 요인 즉, 미소편모류에 의한 섭식과 바이러스에 의한 용균 등의 사망과 관련된 과정들에 의해 주로 조절될 가능성을 시사하였다.

TdR-BCP와 Leu-BCP의 관계도 투기 해역과 비투기 해역에서 차이를 나타내었다(Figs. 9B와 10B). 투기해역에서 나타난 TdR-BCP와 Leu-BCP 사이에 나타난 양의 상관관계는 박테리아 군집이 균형성장(balanced growth) 상태에 있는 반면, 비투

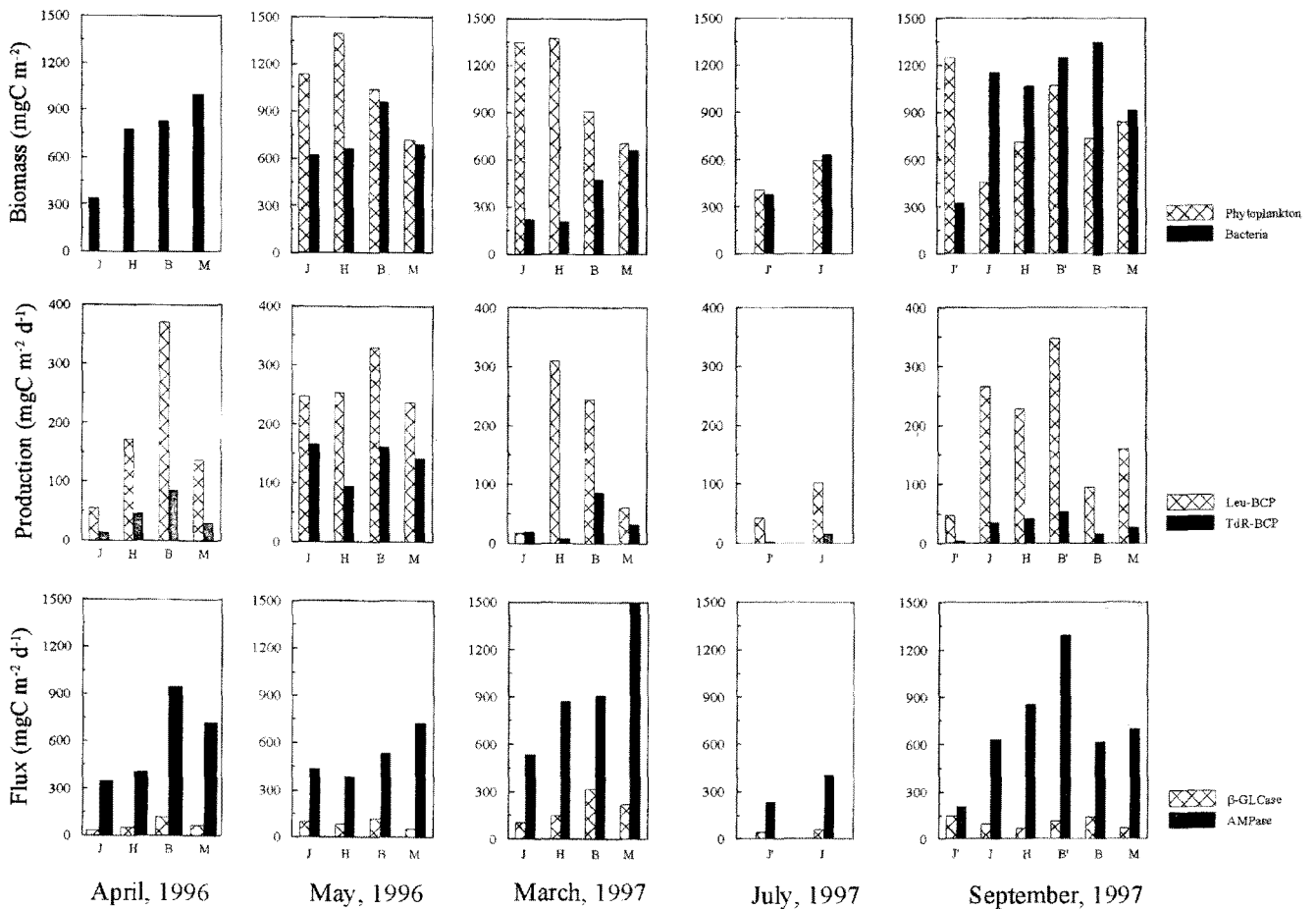


Fig. 8. Euphotic zone-integrated values of phytoplankton biomass and bacterial parameters in the East Sea.

Table 2. Ranges of temperature, chlorophyll *a* (Chl *a*), bacterial abundance (BA), thymidine-based bacterial production (TdR-BCP), leucine-based bacterial production (Leu-BCP), aminopeptidase (AMPase) V_{max} , and β -glucosidase (β -GLCase) V_{max} observed in the euphotic zone of dumping and non-dumping areas in the East Sea during the spring (April and May, 1996, March, 1997) and summer (July and September, 1997)

Variable ^a	Spring		Summer	
	Non-dumping	Dumping	Non-dumping	Dumping
Temperature (°C)	10.3–17.5	11.0–17.7	16.0–22.6	21.6–25.7
Chl <i>a</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0.14–1.55	0.19–1.41	0.01–0.54	0.01–1.32
BA ($\times 10^9$ cells l^{-1})	0.2–1.5	0.3–1.6	0.3–1.7	0.4–1.8
TdR-BCP ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$)	n.d. ^a , –6.1	n.d., –7.6	0.2–10.6	n.d., –1.4
Leu-BCP ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$)	0.6–10.8	0.3–15.3	0.2–16.5	0.7–9.4
AMPase V_{max} (nM h^{-1})	2.7–44.0	3.3–18.6	1.1–16.6	3.6–18.7
β -GLCase V_{max} (nM h^{-1})	0.8–2.0	0.5–5.4	0.1–3.1	0.6–4.4

^an.d.: not detected

기 해역에서의 무관한 관계는 박테리아 군집이 불균형 성장 (unbalanced growth) 상태에 있음을 시사한다(Chin-Leo and Kirchman, 1990; Shiah and Ducklow, 1997). Chin-Leo and Kirchman(1990)은 1.0 μm 여과해수의 회석 배양 실험에서 시간에 따른 박테리아 개체수의 변화로부터 얻어진 박테리아 성장속도가 증가하기에 앞서 Leu-고정율이 TdR-고정율보다 더 빨리 증가하였고, 반대로 성장 속도가 감소하기 전에 Leu-고정율이 더 빠르게 감소하여, 성장속도가 변화할 때 DNA와 단백질 합성율의 비가 변화함을 보고하였다. Chin-Leo and Kirchman (1990)은 자연 상태에서 박테리아의 성장은 용존 유기물의 공급

에 의존한다고 여겨지기 때문에 박테리아의 불균형 성장은 용존유기물 공급량의 변화로부터 기인할 것이라고 제안하였다. 이러한 점으로 볼 때, 투기해역과 비투기해역에서 각각 나타난 균형 성장과 불균형 성장의 양상은 박테리아 성장 조건의 변화가 투기해역에서 비투기해역에 비해 더 작음을 시사한다. 즉, 투기해역에서 현지성(autochthonous) 유기물의 공급에 의존하는 비투기해역보다 유기물 조건의 변화가 상대적으로 적었던 것으로 생각되고, 이는 투기해역의 유기물 투기와 관련이 있는 것으로 보인다.

박테리아의 유기물 이용 특성(즉, 박테리아 생산력과 효소 활

Table 3. Pearson's correlation (*r*) matrix for data collected (A) in the summer (July and September, 1997) and (B) in the spring (April and May, 1996, March, 1997) in the euphotic zone of dumping (below the diagonal line) and non-dumping (above the diagonal line) areas of the East Sea. Bonferroni-adjusted probabilities are represented. Parameters included in the analysis are temperature and log-transformed values for chlorophyll *a* (Chl *a*), bacterial abundance (BA), thymidine-based bacterial production (TdR-BCP), leucine-based bacterial production (Leu-BCP), aminopeptidase V_{max} (AMPase V_{max}), and β -glucosidase V_{max} (β -GLCase V_{max})

A. Summer

		Non-dumping area						
		Temperature	Chl <i>a</i>	BA	TdR-BCP	Leu-BCP	AMPase V_{max}	β -GLCase V_{max}
Dumping area	Temperature		0.303	0.618	0.105	0.889*	0.824	0.876*
	Chl <i>a</i>	-0.464		0.452	-0.002	0.262	0.434	0.231
	BA	-0.352	-0.146		0.395	0.770	0.841*	0.679
	TdR-BCP	-0.412	-0.020	0.518		0.664	0.566	0.720
	Leu-BCP	-0.625*	0.212	0.656**	0.678**		0.963***	0.980***
	AMPase V_{max}	-0.467	0.188	0.741***	0.589	0.764***		0.923**
	β -GLCase V_{max}	-0.007	0.264	-0.175	-0.162	0.070	-0.137	

B. Spring

		Non-dumping area						
		Temperature	Chl <i>a</i>	BA	TdR-BCP	Leu-BCP	AMPase V_{max}	β -GLCase V_{max}
Dumping area	Temperature		-0.091	-0.375	0.510	0.359	-0.411	0.459
	Chl <i>a</i>	-0.371		-0.315	-0.035	0.436	0.332	0.087
	BA	0.058	-0.154		-0.115	-0.315	-0.259	-0.361
	TdR-BCP	0.173	0.130	0.605		0.544	-0.493	0.343
	Leu-BCP	-0.074	-0.365	0.822**	0.736**		-0.223	-0.171
	AMPase V_{max}	-0.494	-0.135	0.045	0.188	0.272		0.423
	β -GLCase V_{max}	-0.096	0.164	0.360	0.814*	0.513	0.612	

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

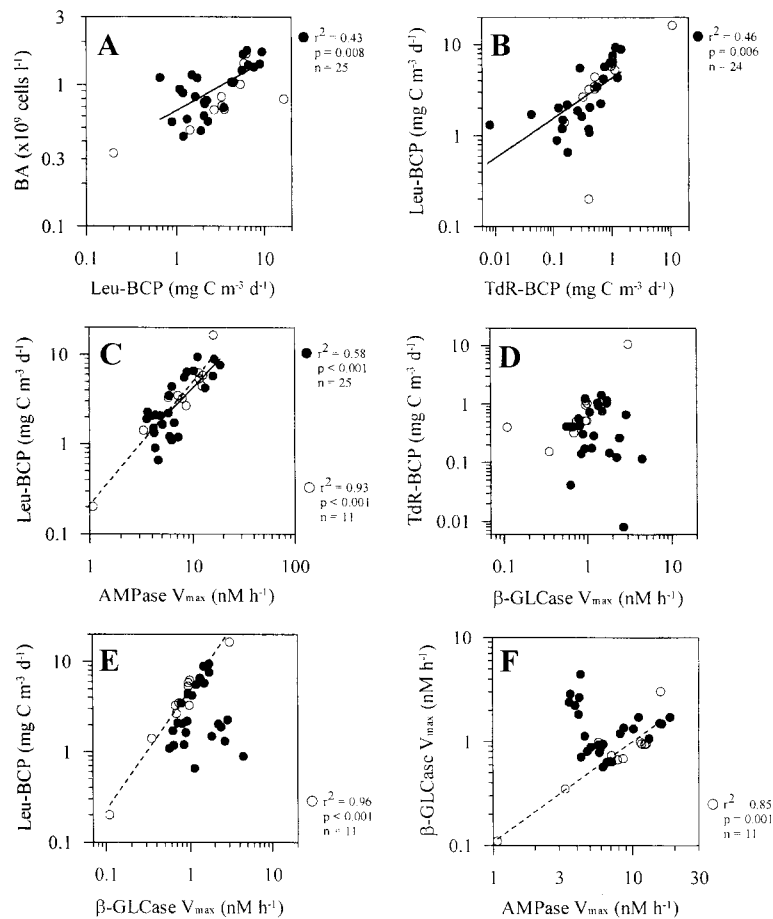


Fig. 9. Relationships between (A) leucine-based bacterial production (Leu-BCP) vs. bacterial abundance (BA), (B) thymidine-based bacterial production (TdR-BCP) vs. Leu-BCP, (C) aminopeptidase hydrolytic activity (AMPase V_{max}) vs. Leu-BCP, (D) β -glucosidase hydrolytic activity (β -GLCase V_{max}) vs. TdR-BCP, (E) β -GLCase V_{max} vs. Leu-BCP, and (F) AMPase V_{max} vs. β -GLCase V_{max} measured in the euphotic zone of non-dumping sites (\circ) and dumping sites (\bullet) of the East Sea during the summer (July & September, 1997). Statistical values (r^2 , p , and n) for significant relationships were presented at the right side of plots.

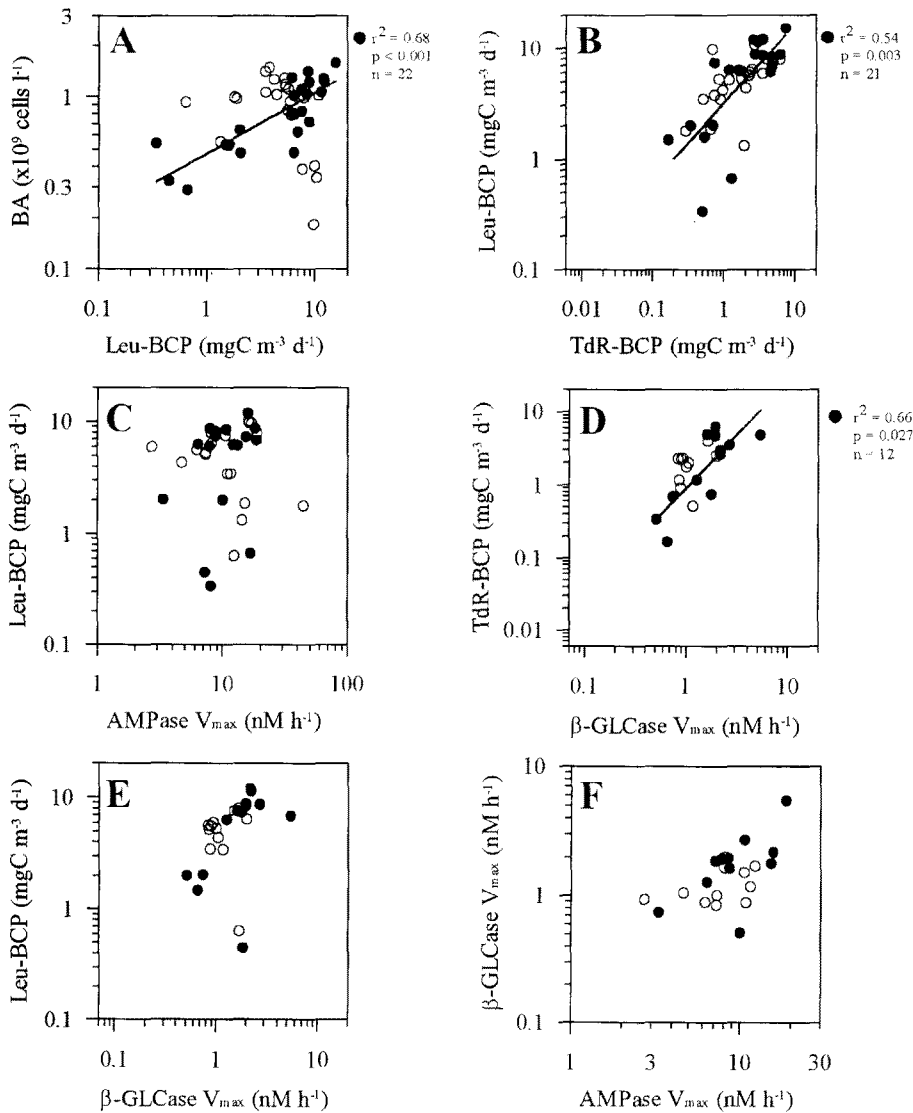


Fig. 10. Relationships between (A) leucine-based bacterial production (Leu-BCP) vs. bacterial abundance (BA), (B) thymidine-based bacterial production (TdR-BCP) vs. Leu-BCP, (C) aminopeptidase hydrolytic activity (AMPase V_{max}) vs. Leu-BCP, (D) β -glucosidase hydrolytic activity (β -GLCase V_{max}) vs. TdR-BCP, (E) β -GLCase V_{max} vs. Leu-BCP, and (F) AMPase V_{max} vs. β -GLCase V_{max} measured in the euphotic zone of non-dumping sites (\circ) and dumping sites (\bullet) of the East Sea during the spring (April & May, 1996; March, 1997). Statistical values (r^2 , p , and n) for significant relationships were presented at the right side of plots.

Table 4. Bacterial abundance (BA), bacterial secondary production (BSP), aminopeptidase (AMPase) V_{max} and β -glucosidase (β -GLCase) V_{max} in various aquatic environments. Values are given as the ranges observed in the euphotic zone or for depth <50 m

Location	BA ($\times 10^9$ cells Γ^{-1})	BSP ($\mu\text{g C } \Gamma^{-1} \text{ h}^{-1}$)	AMPase V_{max} (nM h^{-1})	β -GLCase V_{max} (nM h^{-1})	Reference
East Sea,	0.18–1.75	0.01–0.69 ^a	1–44	0.1–5.4	This study
Strait of Magellan,	0.3–1.5	0.03–0.23 ^a	5–16	–	Tabolt <i>et al.</i> (1997)
Santa Monica Basin	1.53–3.73	0.42–1.6 ^b	60–228	–	Rosso & Azam (1987)
Mediterranean	0.44–1.47	–	11.7–59.2	0.7–3.4	Karner & Rassoulzadegan (1995)
Atlantic Barrier Reef	0.36–0.93	9.2–15.5 ^b	247–306	0.3–1.8	Rath <i>et al.</i> (1993)
Northern Adriatic Sea	0.15–4.8	0.61–2.1 ^b	133–1720	–	Karner <i>et al.</i> (1992)
North Atlantic	0.89–1.40	0.03–0.23 ^b	31–58	0.1–5.4	Hoppe <i>et al.</i> (1993)
Scheldt estuary	1–10	0.11–13.3 ^b	240–1800	–	Vives-Rego <i>et al.</i> (1985)
North Sea	0.1–3	0.02–3.2 ^b	60–1800	–	Vives-Rego <i>et al.</i> (1985)
Antartica, Pacific	–	–	37–648	0.22–1519	Christian & Karl (1995)

^aBacterial production was measured by ^3H -leucine or ^{14}C -leucine incorporation methods.

^bBacterial production was measured by ^3H -thymidine method; ^3H -TdR incorporation rate was converted to carbon production using conversion factors (2.65×10^{18} cells mol TdR $^{-1}$ and 20 fg C cell $^{-1}$)

동도) 또한 투기해역과 비투기 해역에서 서로 다른 양상을 나타내었으며, 이러한 양상은 계절적으로도 변화하였다. 여름에 비투기 해역에서 박테리아의 Leu-BCP는 단백질과 탄수화물을 기질

로하는 AMPase와 β -GLCase의 기질 분해속도와 밀접히 연관되어 나타났으며(Fig. 9C와 9E), 두 효소의 V_{max} 사이에도 높은 상관관계를 나타내어(Fig. 9F), 박테리아의 생산력이 단백질 및 탄

수화물의 이용성에 공통적으로 의존적임을 시사하였다. 반면, 투기해역에서 여름에 박테리아 생산력은 β -GLCase의 V_{max} 와는 무관하며(Fig. 9E), AMPase의 기질 분해속도, 즉, 단백질의 이용성에 의존적인 양상을 나타내었다(Fig. 9C; Rosso and Azam, 1987). 이와 더불어 투기 해역에서 AMPase V_{max} 에 비해 높은 β -GLCase V_{max} 가 관찰된 점을 고려하면(Figs. 8과 9F), 투기 해역에 여름에 상대적으로 높은 C:N 비율을 갖는 중합체가 유입되었을 가능성을 시사한다. 한편, 봄에는 투기해역에서 TdR-BCP가 β -GLCase의 분해속도, 즉 탄수화물의 이용성에 의존적인 반면, 비투기 해역에서는 박테리아 생산력이 이들 두 효소의 활동도와 무관한 다른 요인에 의해 조절되는 양상을 보였다(Figs. 10C-E). 동해의 두 해역에서 봄과 여름에 나타난 이들 관계의 차이는 이 두 시기에 투기해역과 비투기해역의 기질 조건이 서로 다르며, 그 결과로 두 해역에 서식하는 박테리아 군집의 생리적 반응의 차이를 야기하였기 때문으로 여겨진다(Chróst and Rai, 1993; Middelboe and Søndergaard, 1993; Talbot *et al.*, 1997). 박테리아 개체수와 생산력, 그리고 엽록소 *a*와 일차생산력 사이의 양의 상관관계는 자주 보고되어 왔다(Bird and Kalf, 1984; Cho and Azam, 1990; Cole *et al.*, 1988). 또한 수온과 엽록소 *a*는 박테리아 개체수, 성장과 가수분해능을 조절하는 주요 요인이라고 잘 알려져 있다(Cole *et al.*, 1988; Middelboe *et al.*, 1995; Shiah and Ducklow, 1994; White *et al.*, 1991). 그렇지만, 본 연구에서 각 조사 시기에 투기 해역과 비투기 해역에서 박테리아 개체수와 생산력은 엽록소 *a*와 무관한 관계를 나타내었으며(Table 3), 여름에 투기 해역에서 Leu-BCP와 수온 사이에 나타난 음의 상관관계를 제외하면 수온과도 유의한 상관관계를 보이지는 않았다(Table 3). 투기해역에서 여름에 나타난 수온과 Leu-BCP 사이의 유의한 음의 상관관계는 다른 연구들에서 박테리아 생산력과 수온 사이에 나타난 양의 상관관계와는 다른 결과로서, 본 연구의 자료만으로는 이러한 결과가 무엇으로부터 기인한 것인지 설명할 수 없었다.

이상의 결과는 조사 시기에 상관없이 투기해역에서 박테리아는 균형성장 상태에 있었던 반면, 비투기해역에서는 불균형성장 상태에 있었을 가능성을 제시하였다. 또한 투기해역에서 박테리아의 개체수의 분포는 주로 박테리아 생산력에 의존적이었으나, 비투기해역에서는 박테리아 생산력보다는 다른 요인(사망과 관련된 과정)들에 의해 조절되는 양상을 나타내었다. 한편 박테리아 생산력과 효소의 활동도의 관계는 투기해역과 비투기 해역에서 계절에 따라 다른 양상을 보여 박테리아의 성장이 계절에 따라 다른 요인들에 의해 제한됨을 시사하였다. 두 해역에서 봄과 여름에 나타난 박테리아 변수들 관계의 변화가 수온에 의한 것인지, 수온과 관련된 현상들로부터 기인한 것인지, 또는 투기된 유기물의 차이에 의한 것인지에 대한 규명이 요구된다.

감사의 글

본 연구는 환경부와 과학기술처의 지원(BSPN 00304-946-4) 및 환경부의 지원(BSPN 96340-00-1012-4)으로 이루어졌습니다. 본 연구에 협조해주신 해양연구소의 연구선 '이어도'의 선장 및 승무원께 감사사를 드리며, 본 원고를 위해 유익한 지적과 의견을

주신 양성렬 교수와 이규호 교수께도 감사사를 드립니다.

참고문헌

- 강석원, 1998. 염전에서 박테리아 수도, 생산력 및 효소 활성도의 계절적 변화. 석사학위논문. 서울대학교.
- 한국해양연구소, 1996. 해양환경 감시 및 평가기술(해양투기장 해역의 환경모니터링 기술), 제 2단계 1차년도 연차보고서.
- 한국해양연구소, 1997. 해양환경 감시 및 평가기술(해양투기장 해역의 환경모니터링 기술), 제 2단계 2차년도 연차보고서.
- 한국해양연구소, 1998. 폐기물 배출해역 조정을 위한 연구 용역.
- Azam, F. and B.C. Cho, 1987. Bacterial utilization of organic matter in the sea. In: Ecology of Microbial Communities, (Fletcher. M. *et al.*, eds). pp. 261–281, Cambridge Univ. Press, New York.
- Bird, D.F. and J. Kalf, 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**: 1015–1023.
- Bochdansky, A.B., S. Puskaric and G.J. Herndl, 1995. Influence of zooplankton grazing on free dissolved enzymes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **121**: 53–63.
- Boetius, A. and K. Lochte, 1996. Effect of organic enrichments of hydrolytic potentials and growth of bacteria in deep-sea sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **140**: 239–250.
- Chin-Leo, G. and D.L. Kirchman, 1990. Unbalanced growth in natural assemblages of marine bacterioplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **63**: 1–8.
- Cho, B.C. and F. Azam, 1988. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature*, **332**: 441–443.
- Cho, B.C. and F. Azam, 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **63**: 253–259.
- Christian, J.R. and D.M. Karl, 1995. Bacterial ectoenzymes in marine waters: Activity ratios and temperature responses in the three oceanographic provinces. *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 1042–1049.
- Chróst, R.J. 1989. Characterization and significance of β -glucosidase activity in lake water. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 660–672.
- Chróst, R.J. 1991. Environmental control of the synthesis and activity of aquatic microbial ectoenzymes. In: Microbial Enzymes in Aquatic Environments (Chróst, R.J. eds), pp. 29–59, Springer-Verlag, New York.
- Chróst, R.J. and H. Rai, 1993. Ectoenzyme activity and bacterial secondary production in nutrient-impooverished and nutrient-enriched freshwater mesocosms. *Microb. Ecol.*, **25**: 131–150.
- Cole, J.J., S. Findlay and M.L. Pace, 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**: 1–10.
- Cornish-bowden, A. 1995. Leonora: a program for robust regression of enzyme data. In: Analysis of Enzyme Kinetic Data, pp. 133–147, Oxford Univ. Press, New York.
- del Giorgio, P. A., J. J. Cole, and A. Cimleris, 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, **385**: 148–151
- Ducklow, H.W., D.L. Kirchman and H.L. Quinby, 1992. Bacter-

- toplankton cell growth and macromolecular synthesis in seawater cultures during the North Atlantic spring phytoplankton bloom, May, 1989. *Microb. Ecol.*, **24**: 125–144.
- Ducklow, H.W. and C.A. Carlson, 1992. Oceanic bacterial production. *Adv. Microb. Ecol.*, **12**: 113–181.
- Eppley, R.W., W.G. Harrison, S.W. Chisholm and E. Stewart, 1977. Particulate organic matter in surface waters off Southern California and its relationship to phytoplankton. *J. Mar. Res.*, **35**: 671–696.
- Hollibaugh, J.T. and F. Azam, 1983. Microbial degradation of dissolved proteins in seawater. *Limnol. Oceanogr.*, **28**: 1104–1116.
- Hoppe, H.-G., 1983. Significance of exoenzyme activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **11**: 299–308.
- Hoppe, H.-G., S.J. Kim and K. Gocke, 1988. Microbial decomposition in aquatic environments: Combined process of extracellular enzyme activity and substrate uptake. *Appl. Environ. Microbiol.*, **54**: 784–790.
- Hoppe, H.-G., H. Ducklow, B. Karrasch, 1993. Evidence for dependency of bacterial growth on enzymatic hydrolysis of particulate organic matter in the mesopelagic ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **93**: 277–283.
- Kamer, M., D. Fuks and G. J. Herndl, 1992. Bacterial activity along a trophic gradient. *Microb. Ecol.*, **24**: 243–257.
- Karner, M. and F. Rassoulzadegan, 1995. Extracellular enzyme activity: Indications for high short-term variability in a coastal marine ecosystem. *Microb. Ecol.*, **30**: 143–156.
- Kirchman, D.L. 1990. Limitation of bacterial growth by dissolved organic matter in the subarctic Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **62**: 47–54.
- Lee, S. and J. A. Fuhrman, 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, **53**: 1298–1303.
- Martinez, J. and F. Azam, 1993. Aminopeptidase activity in marine *Chroococcoid* cyanobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **59**: 3701–3707.
- Middelboe, M. and M. Søndergaard, 1993. Bacterioplankton growth yield: seasonal variations and coupling to substrate lability and β -glucosidase activity. *Appl. Environ. Microbiol.*, **59**: 3916–3921.
- Middelboe, M., M. Søndergaard, Y. Letarte and N.H. Borch, 1995. Attached and free-living bacteria: Production and polymer hydrolysis during a diatom bloom. *Microb. Ecol.*, **29**: 231–248.
- Münster, U. 1991. Extracellular enzyme activity in eutrophic and polyhumic lakes. In: *Microbial Enzymes in Aquatic Environments* (Chróst, R. J. eds), pp. 29–59. Springer-Verlag, New York.
- Peres-Neto, P.R., 1999. How many statistical tests are too many? The problem of conducting multiple ecological inferences revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **176**: 303–306.
- Porter, K.G. and Y.S. Feig, 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 943–948.
- Proctor L.M. and J.A. Fuhrman, 1990. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature* **343**: 60–62.
- Rath, J., C. Schiller and G.J. Herndl, 1993. Ecto-enzymatic activity and bacterial dynamics along a trophic gradient in the Caribbean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **102**: 89–96.
- Rosso, A.L. and F. Azam, 1987. Proteolytic activity in coastal oceanic waters: depth distribution and relationship to bacterial populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **41**: 231–240.
- Sanders, R.W., D.A. Caron and U.-G. Berninger, 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**: 1–14.
- Shiah, F.-K. and H.W. Ducklow, 1994. Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **103**: 297–308.
- Shiah, F.-K. and H.W. Ducklow, 1997. Bacterioplankton growth responses to temperature and chlorophyll variations in estuaries measured by thymidine: leucine incorporation ratio. *Aquat. Microb. Ecol.*, **13**: 151–159.
- Simon, M. and F. Azam, 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **51**: 201–213.
- Smith, D.C., M. Simon, A.L. Alldredge and F. Azam, 1992. Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature*, **359**: 139–142.
- Søndergaard, M. and M. Middelboe, 1995. A cross-system analysis of labile dissolved organic carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **118**: 283–294.
- Talbot, V., L. Giuliano, V. Bruni and M. Bianchi, 1997. Bacterial abundance, production and ectoproteolytic activity in the Strait of Magellan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **154**: 293–302.
- Vives-Rego, J., G. Billen, A. Fontigny and M. Somville, 1985. Free and attached proteolytic activity in water environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**: 245–249.
- White, P.A., J. Kalf, J.B. Rasmussen and J.M. Gasol, 1991. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microb. Ecol.*, **21**: 99–118.
- Zweifel, U.L., N. Blackburn and Å. Hagström, 1996. Cycling of marine dissolved organic matter. An experimental system. *Aquat. Microb. Ecol.*, **11**: 65–77.

1998년 8월 31일 원고 접수

1999년 7월 27일 수정본 채택